

PARS ZOOLOGICA

ÜBER DIE PROBLEME IN DER HISTOLOGIE DES VEGETATIVEN NERVENSYSTEMS

(mit 18 Textabbildungen)

Von

A. ÁBRAHÁM

Aus dem Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged,
Ungarn.

(Eingegangen am 31. März 1956.)

Nahezu 24 Jahre sind es her, dass ich in der Zoologischen Sektionssitzung der Ungarischen Gesellschaft der Naturwissenschaften auf Grund meiner Untersuchungen am Darmkanal der Süßwasser-Knochenfische über die intramuralen Ganglienzellen berichtete. In diesem Vortrage, der in Bd. XXX der »Allattani Közlemények« 1933 veröffentlicht wurde, habe ich die Schwierigkeiten und Gegensätze umrissen, die sich bei der Erforschung der histologischen Struktur des vegetativen Nervensystems ergeben und gleichzeitig auch die Art und Weise bzw. die Möglichkeiten darzutun versucht, mit deren Hilfe eine Lösung dieser Probleme zur allgemeinen Befriedigung zu erreichen ist (1).

Die Untersuchungen, bei denen ich von den intramuralen Ganglienzellen auf dem Gebiete des vegetativen Nervensystems ausging, habe ich fortgesetzt und im Laufe der Zeit die Innervation des Darmtraktes der *Gastropoden*, das intramural-vagosympathische System des Darmkanals bei *Vögeln* und *Säugetieren* untersucht und die Innervation des Herzens verschiedener *Wirbeltiere* unter besonderer Berücksichtigung der intramuralen Ganglien durchforscht. Ich habe die verschiedenen Arterienstämme, Arterien, Venen, Kapillaren von *Vögeln*, *Säugetieren* und *Menschen* und weiterhin die Atmungsorgane, die innersekretorischen Drüsen und — auf fast alle *Wirbeltier*-Klassen ausgedehnt — die paravertebralen, prävertebralen und visceralen Ganglien untersucht. Neuerdings verfolgte ich mit besonderer Aufmerksamkeit die Struktur der cervikalen, thorakalen und lumbalen Ganglien, welche von den Chirurgen bei der RAYNAUD'schen und BÜRGER'schen Krankheit, bei Arteriosklerose und Hypertonie operativ entfernt worden waren. In vergleichend-histologischer Beziehung habe ich die Innervation der extrahepatischen Gallengänge und des urogenitalen Apparates, sowie auch die Struktur der Ganglien studiert, die bei den *Haussäugetieren* in den um den *Sinus caroticus* sich ausbreitenden Rezeptorenfeldern in Erscheinung treten. Wenn ich hierzu noch die vergleichend-histologischen Untersuchungen am *Ggl. ciliare*, die Untersuchung der mikroskopischen Innervation der Augenhäute bei allen *Wirbeltier*-Klassen und die gegenwärtigen Untersuchungen am *Hypothalamus* zähle, so kann ich wohl ruhig behaupten, dass es kein einziges Gebiet des vegetativen Nervensystems gibt, auf dem ich im Verlaufe der letzten 24 Jahre nicht selbständige Untersuchungen angestellt hätte. Und wenn ich jetzt die Ergebnisse dieser Untersuchungen im Rahmen der Fachliteratur zu bewerten versuche, so muss ich objektiv feststellen, dass die Schwierigkeiten und Gegensätze, auf die ich anlässlich meiner ersten Untersuchungen aufmerksam wurde, nicht behoben, sondern in unseren Tagen eher noch vermehrt sind. Die Schwierigkeiten, Gegensätze und Unsicherheiten beziehen sich in erster Linie auf die Struktur der vegetativen Ganglien und insbesondere auf die Vermehrung und Veränderungen

der Nervenzellen, dann auf die interneuronalen Synapsen und schliesslich auf den Verlauf und die peripherischen Endverbindungen der vegetativen Nervenfasern. Eine kritische Betrachtung der Probleme in der Histologie des vegetativen Nervensystems setzt also vor allem eine Erörterung der vegetativen Ganglienzellen, zweitens der interneuronalen Synapsen und drittens des Verlaufes und der Endigungsformen der vegetativen Fasern voraus und schliesslich will die Frage beantwortet sein, ob die Neuronenlehre auf dem Gebiet des vegetativen Nervensystems Geltung hat.

Nervenzellen

Die Struktur der vegetativen Ganglien lässt sich kurz folgendermassen umreißen: das Ganglion ist von einer Bindegewebskapsel umgeben, die zum grössten Teil aus kollagenen Fasern besteht und Blut- und Lymphgefässe und ausser zu den ersteren gehörenden feinen vasomotorischen vegetativen Fasern auch markhaltige Nervenfasern enthält. Die letzteren bilden, wie ich seinerzeit im *Ggl. stellatum* der Katze nachweisen konnte, zwischen den Bindegewebsfasern der Kapsel sensible Endigungen. Die eigentliche Substanz der Ganglien besteht aus Nervenfasern, Nervenzellen, Blut- und Lymphgefässen, feinen argentophilen Fasern und im grössten Teil der Fälle aus Pigmentkörnchen. Grösstenteils handelt es sich um multipolare Zellen, aber auch bi- und unipolare Zellen sind vertreten. Die Zellen sind von rundkernigen Satellitenzellen umgeben, die neuerdings peripherische Gliazellen genannt werden und ähnlicherweise auch die spinalen Ganglienzellen überall begleiten, deren Zellgrenzen aber weder dort noch hier nachweisbar sind. Die Gliazellen bilden eigentlich ein Hüllplasmodium, dessen distinktive Rolle in der Reizübertragung bei einer derartigen Struktur nur schwer zu erklären ist. Über die Frage, ob es sich hier um ein Zellplasmodium oder um alleinstehende besondere Zellen handelt, gehen die Ansichten auseinander. Während manche Autoren Zellgrenzen zu sehen behaupten, wird von anderen das Vorhandensein von Zellgrenzen geleugnet. Ich meinerseits nehme jetzt für das plasmodiale Syncytium Stellung, obwohl möglicherweise Zellgrenzen bestehen, die aber weder durch Färbungen, noch mittels Imprägnationen nachweisbar sind (Abb. 1).

In manchen Ganglien sind die Zellen dicht aneinandergereiht und ergeben so verhältnismässig kompakte Ganglien. Dieses Bild sehen wir vorwiegend beim *Ggl. cervicale supremum* und *Ggl. coeliacum*. In anderen Fällen zeigt sich eine lockere Struktur, zwischen den einzelnen Zellen bestehen grössere Zwischenräume, die Zellen liegen eher an der Peripherie der Ganglien, dort kleinere oder grössere, im Präparat deutlich abgegrenzte Gruppen bildend. Die Grösse der Zellen ist nicht so verschieden wie in den cerebrospinalen Ganglien, wo in manchen charakteristischen Formen, z. B. im *Ggl. vestibulare* der Knochentfische, Zellen verschiedensten Umfanges aneinandergereiht sind und zwar so, dass die grösseren in der Mitte und im Innern des Ganglions und die kleineren an den beiden Polen an der Oberfläche zu liegen kommen. Die vegetativen Ganglien enthalten grössere und auch kleinere Zellen, aber weder die einen, noch die anderen weisen Eigentümlichkeiten auf, welche Schlüsse auf das Alter oder die Funktion ziehen liessen. Gewöhnlich haben sie einen zentral gelegenen runden Kern, in dem der kompakte, ebenfalls zentralliegende Nukleolus sichtbar wird. In manchen Ganglien — und dies gilt in erster Linie für das *Ggl. coeliacum* und die Herzganglien (Schild-

kröte) — werden zahlreiche zweikernige Zellen sichtbar. Hier kommen die beiden Kerne manchmal ziemlich dicht aneinander zu liegen, so dass sie den Eindruck neuer, durch Kernteilung entstandener Zellen erwecken. Dieser Ge-



Abb. 1.: *Sus scrofa domestica*: Herzganglion: a Nervenzelle, b Zellkern, c Nukleolus, d Zellfortsatz, e Nervenfasern, f quergestreifte Muskelfaser, g Bindegewebskern, h Neurofibrille. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 300 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

danke ist nicht von der Hand zu weisen, besonders wenn zwischen den beiden Kernen ein zellmembranartiges Gebilde in Entstehung begriffen ist. Da aber frühere Phasen weder der amitotischen, noch der mitotischen Zellteilung nie zu beobachten sind, sollte meiner Ansicht nach die postembryonale Teilung der vegetativen Nervenzellen heute noch nicht als Tatsache angesehen werden. Dass übrigens die Zweikernigkeit kein Beweis dafür sein kann, dass im

Fälle der vegetativen Zellen wirklich von einer Kernteilung die Rede ist, geht am überzeugendsten daraus hervor, dass in fast allen vegetativen Ganglienzellen des Kaninchens zwei gleichförmige Kerne gefunden werden. Dies ist eine sonderbare, alleinstehende, unverständliche Erscheinung, die aber sicher irgendeinen Grund hat.

Die Zellen sind im Verlaufe des Lebens Wandlungen unterworfen, ja, nach experimentellen morphologischen Untersuchungen sind sogar tägliche rhythmisch-physiologische Schwankungen nicht ausgeschlossen, jedoch stehen akzeptable Versuche und beweiskräftige mikroskopische Bilder für die Überlegungen, denen zufolge innerhalb eines einzigen Ganglions sich zur Teilung vorbereitende, in Teilung begriffene, junge, normale und veraltete Nervenzellen unterschieden werden könnten, noch aus. Zweifellos wäre es wünschenswert, dass wir uns heute, wo wir aus der Struktur der vegetativen Ganglien Schlüsse auf das Leben der Ganglien und in Verbindung damit auf ihren auf andere Organe ausgeübten Einfluss ziehen möchten, über das normale histologische Bild aller vegetativen Ganglien im klaren wären.

Was die Fortsätze anbelangt, ist es ein altes und bis zum heutigen Tage nicht gelöstes Problem der Neurohistologie, ob die vegetativen Ganglienzellen Neuriten und Dendriten besitzen oder nicht. Gibt es eine morphologische und physiologische Grundlage dafür, dass wir einen der Ausläufer auch hier als Neurit und die übrigen als Dendriten bezeichnen könnten? Die morphologischen Merkmale nämlich, auf Grund derer von den Fortsätzen der in das cerebrospinale System gehörenden Nervenzellen der eine als Neurit und die anderen als Dendriten aufgefasst werden, treten im Ausläufersystem der vegetativen Nervenzellen nicht zutage. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung die Zellen vom Typ Dogiel I, deren kurze Fortsätze innerhalb des Ganglions oft ganz nahe der Zellen in feinen Dendritlamellen endigen, wo nur ein Fortsatz weiterzieht, der irgendwo Bewegung oder Sekretion auslöst, aber mit was für einer Endigung, hat bis heute nicht zur allgemeinen Befriedigung festgestellt werden können. *Ich bin der Ansicht, dass wir das richtige treffen, wenn wir im Falle der Dogiel I-Zellen auch trotz dieser Unzulänglichkeit für die Benennung Neurit und Dendriten Stellung nehmen.* Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Zellen des Typus Dogiel II. Hier ziehen ~~sämtliche~~ Fortsätze weit fort und die Endigung keines einzigen von ihnen ist uns genau bekannt. *Da aber die Natur in der Konstruktion, Organisation, Ausführung und Funktion, wenn auch nicht überall und nicht in jeder Beziehung, aber im allgemeinen einheitliche Prinzipien verfolgt, sehe ich keinerlei Grund dafür, wegen dieser im Falle der Dogiel II-Zellen bestehenden Mangelhaftigkeiten auf dem Gebiete des vegetativen Systems die Nomenklatur der Neuronenlehre aufzugeben und anstatt von Neuriten und Dendriten einfach von Zellfortsätzen zu sprechen.*

In manchen Ganglien lassen die Zellformen ganz eigenartige Formationen erkennen. Dies gilt besonders für das Ggl. ciliare der Säugetiere, wo bei einigen Arten die verschiedensten Zellformen vorkommen können (Abb. 2). Häufig finden sich darunter die Fensterzellen, die im wesentlichen aus Zellen des Typus Dogiel I zustandegekommen sind und zwar derart, dass im Laufe der Entwicklung ein ansehnlicher Teil der kurzen Dendrite peripherisch miteinander verschmilzt. Derartige Fensterzellen finden sich auch im menschlichen Her-

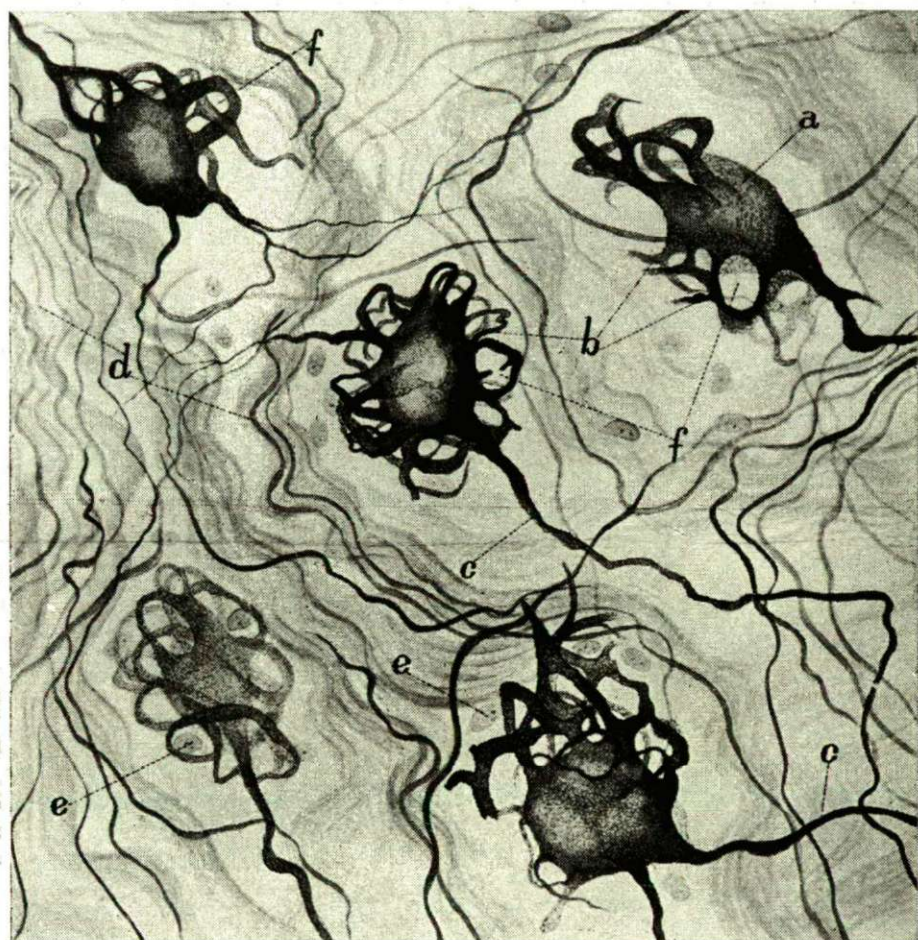


Abb. 2.: *Bos taurus*: Ganglion ciliare. a Nervenzelle, b Dendrit, c Neurit, d Nerven-faser, e Satellitenzellkern, f Fenster. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren Vergr. 800 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

zen, hauptsächlich aber in den vegetativen Geflechten, welche die Koronargefäße begleiten und ferner im *Ggl. ciliare* der Säugetiere (6). Im Herzen des Menschen finden sich übrigens auch andere besonders geformte Zellen, vor allem in den auf das Gebiet der Einmündung der grossen Hohlvenen entfallenden parietalen Ganglien. Hier sind auch kleinere Ganglien nicht selten, deren Zellen sowohl hinsichtlich ihrer Form, Anordnung, Gestalt, Zahl, Länge als der Verbindungsform ihrer Fortsätze vollkommen von den übrigen abweichen. Diese Zellen sind ausgesprochen für die Herzganglien des Menschen charakteristisch. Aber in dieser Hinsicht bestehen Besonderheiten auch in der Herzwand der Säuger. Innerhalb dieser Gruppe finden sich besonders charakteristische Zellen beim Schweine, und zwar in so hoher Zahl, dass eine Be-

schreibung derselben an dieser Stelle garnicht versucht werden kann. Zwei dieser speziellen Zellen sollen aber dennoch hier vorgeführt werden (Abb. 3). Abbildung 3 zeigt eine auffallend gezackte Zelle, deren einziger langer Fort-

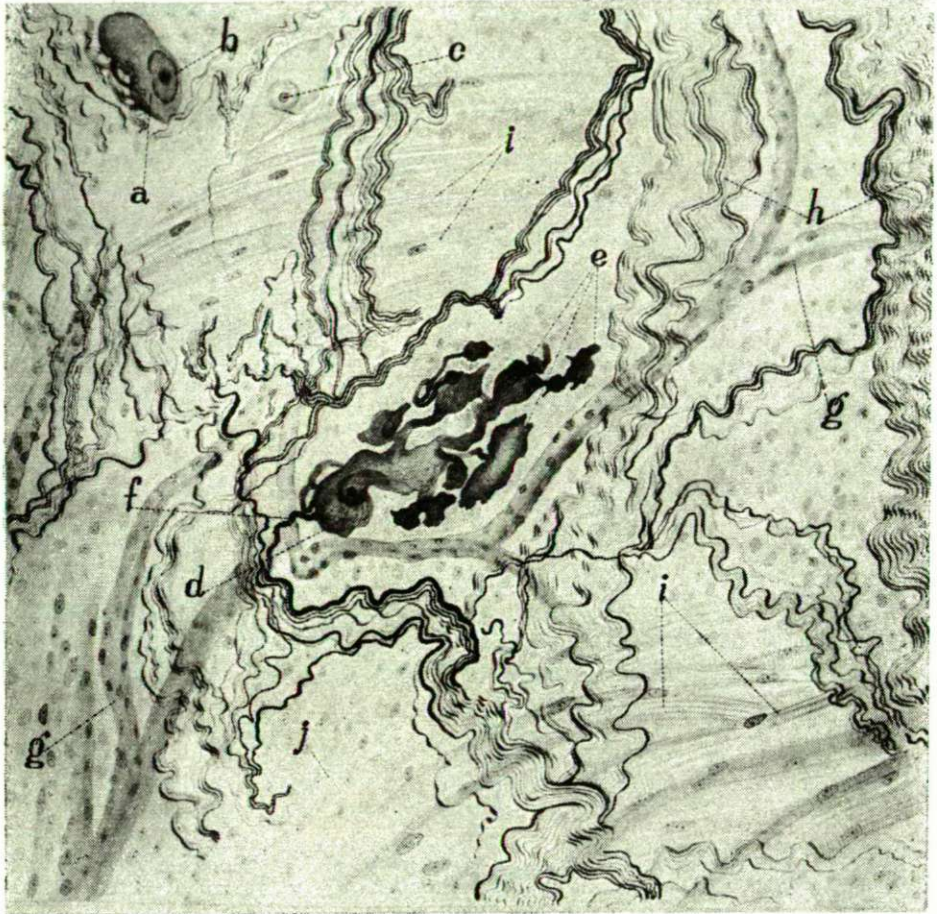


Abb. 3.: *Sus scrofa domestica*: Herz, Innervation des rechten Vorhofes, a Nervenzelle, b Zellkern, c Nukleolus, d spezielle Nervenzelle, e Dendrit, f Neurit, g Kapillare, h Nervenfaserbündel, i quergestreifte Muskelfasern, j Bindegewebe. BIELSCHOWSKY—ABRAHÄMSches Verfahren. Vergr. 200 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

satz in den Nervenstamm eintritt. Mehrere Fortsätze besitzt die Zelle nicht, ausser wenn wir die verschiedenen Zacken als solche bezeichnen wollen, die in Gestalt kurzstieliger Blätter aus dem Zellkörper hervorragen. Ausser diesen treten im Herzen des Schweines die verschiedensten, ausserordentlich unregelmässig geformten Zellen in grosser Mannigfaltigkeit in Erscheinung, deren eine Form in der nächsten Abbildung dargestellt ist (Abb. 4). Natürlich finden sich

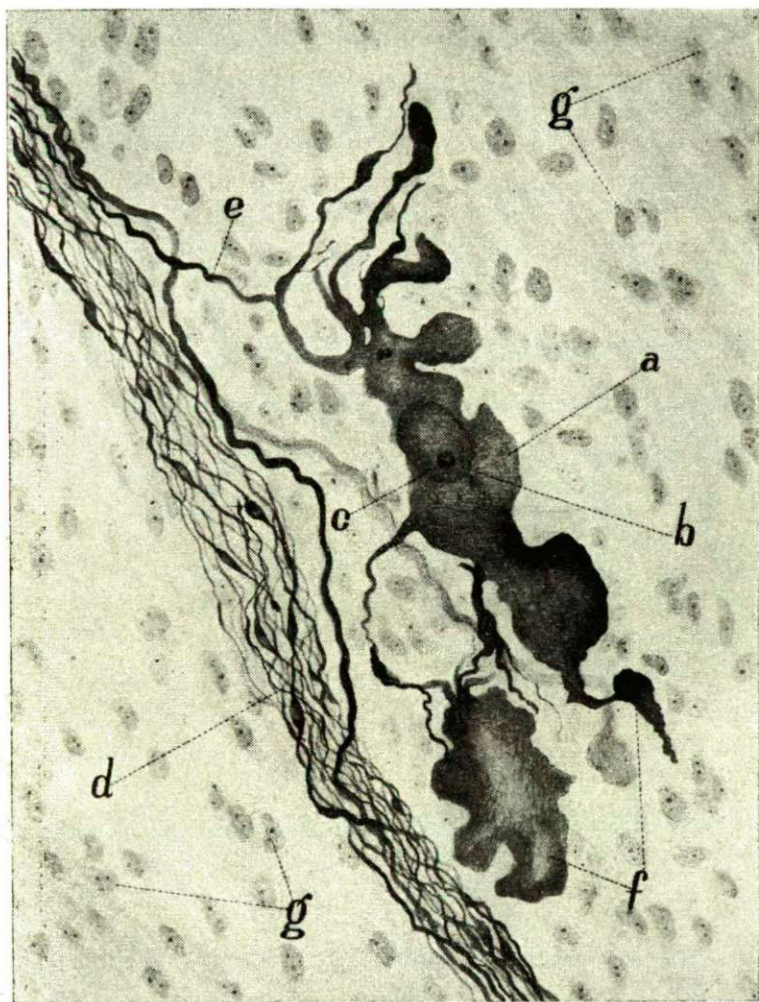


Abb. 4.: *Sus scrofa domestica*; Herz, Innervation des rechten Vorhofes. a Spezielle Nervenzelle, b) Zellkern, c Nukleolus, d Nervenbündel, e Neurit, f Dendrit, g Bindegewebskerne. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 400 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

eigentlich geformte Nervenzellen auch in anderen vegetativen Ganglien (Abb. 5).

Die Ganglienzellen liegen entweder in Gruppen dicht nebeneinander oder aber in ziemlicher Entfernung voneinander gleichmässig im Ganglion verteilt. Bei der Untersuchung dieser verschieden angeordneten Zellen und Zellgruppen erhebt sich der Gedanke, ob diese miteinander in Verbindung treten, und wenn ja, auf welche Weise dies geschieht. Dies ist eine alte und schwierige Frage der Neurohistologie, die von den Forschern im Laufe der Zeit verschie-

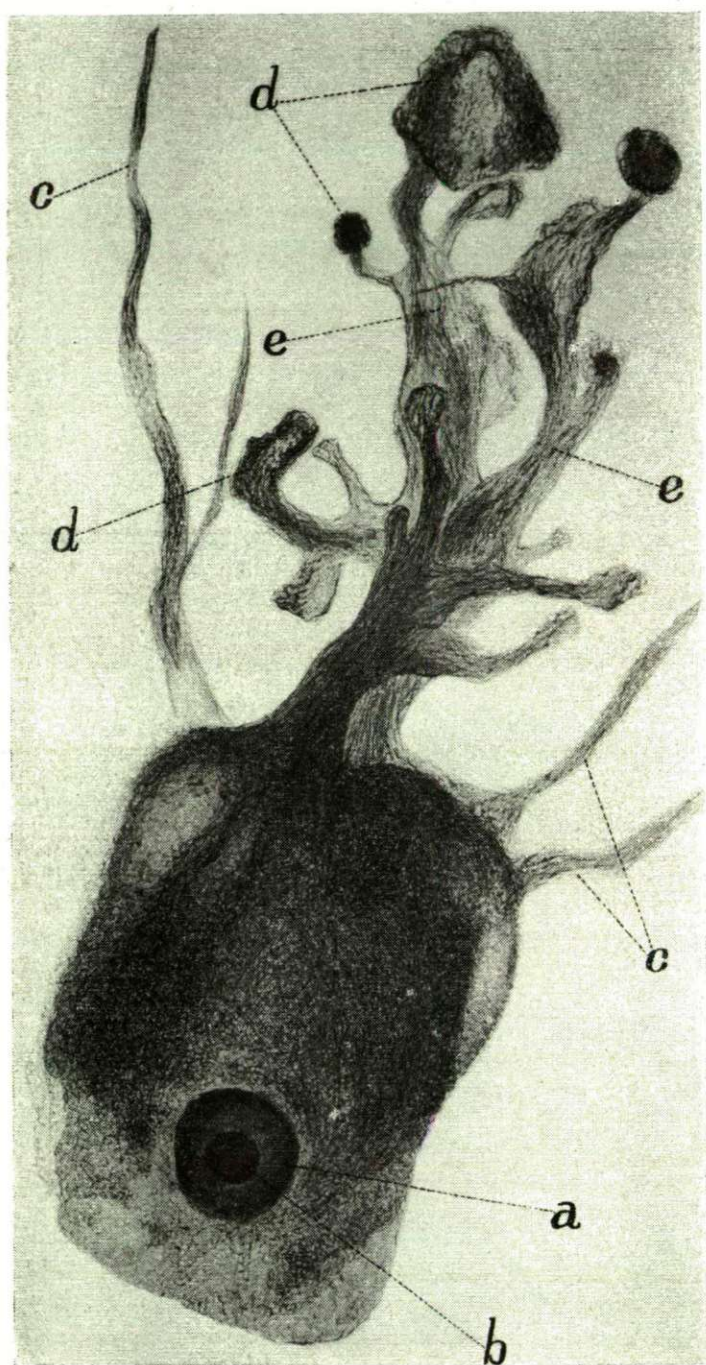


Abb. 5.: *Homo*: *Ggl. thoracale*, spezielle Nerven zelle. *a* Zellkern, *b* Nukleolus, *c* Fortsätze, *d* Endlamelle, *e* Neurofibrille. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 900 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

den und sehr abweichend beantwortet worden ist. Während die einen meinten, dass die Fortsätze der benachbarten Zellen per continuitatem ineinander übergehen, sprachen andere sich für die Kontiguität aus. Die Anhänger der Kontinuitätslehre pflegen im allgemeinen folgende drei Formen zu unterscheiden: 1. Protoplasmabrücken, 2. Dendritanastomosen und 3. Nervenzellnetze.

1. Zwei benachbarte Nervenzellen sind durch eine Protoplasmabrücke miteinander verbunden, deren Breite fallweise variieren kann, aber stets so, dass das Plasma der einen Zelle ohne Grenze in das der anderen übergeht. Derartige Verbindungen sind von mehreren Forschern an verschiedenen Stellen mitgeteilt worden, jedoch ist ihr Vorkommen ein so seltenes, und die diesbezüglichen Angaben so spärlich, dass allgemeingültige Schlüsse von ihnen abzuleiten nicht recht zulässig ist. *Meines Erachtens sind die mitgeteilten Angaben als Entwicklungsanomalien zu werten, aus denen Schlüsse auf die allgemeine Struktur nicht erlaubt sind.* Abgesehen davon, dass viele Forscher ähnliches nicht beobachtet haben, muss ich betonen, dass mir während meiner nahezu 30-jährigen neurohistologischen Forschungen derartiges nie zu Gesicht gekommen ist und zwar weder in den intramuralen Ganglien, noch in irgendwelchen anderen vegetativen Ganglien.

2. Die zweite erwähnte Form der kontinuierlichen Verbindung ist, wenn die eine Zelle durch einen — selten zwei — Dendritäste mit der anderen verbunden ist. Letztere können mehr oder weniger lang sein und unterscheiden sich von den übrigen Dendriten der Zelle dadurch, dass sie nicht frei in der Umgebung der Zelle endigen, sondern an das Plasma einer anderen nahe gelegenen Zelle herantreten. Auch derartige Zellen sind von mehreren Autoren gesichtet worden. Mir selbst hat HARTING seinerzeit im Bonner Anatomischen Institut solcherlei Gebilde in der Gallenblase vorgeführt. Ich muss aber gestehen, dass mir auch dieses Bild nicht ganz überzeugend schien, was ich Herrn Kollegen HARTING auch gleich mitteilte. Wir haben übrigens auch seither, in der Gallenblase verschiedener Wirbeltiere viel nach ähnlichen Formationen geforscht, aber stets vergebens. Wenn dem aber so ist, so besteht kein Zweifel darüber, dass das in dem Präparat von HARTING gesehene Bild — falls es sich wirklich um eine Anastomose handelte — eine Entwicklungsanomalie gewesen sein muss. Aber auch die andere, einfachere, jedoch ebenfalls erwähnte Form, der dendritischen Anastomosen, wo der Dendrit einer Nervenzelle in den Seitenast des einem Dendriten einer benachbarten Nervenzelle übergeht, konnten wir nie beobachten.

3. In diese Gruppe zählt man Anastomosen, bei denen die Fortsätze mehrerer Zellen ineinander übergehen, so dass ein wirkliches Nervenzellennetz entsteht, dessen Zellen in dendritische oder fibrilläre Verbindung miteinander treten. Seinerzeit hat solche Formationen DOGIEL auf Grund seiner Vitalfärbungen mit Methylenblau aus dem *Plexus myentericus* mitgeteilt. Seine Feststellungen konnten auf Grund späterer Imprägnationen nicht bestätigt werden. Ebenfalls an Hand von Methylenblau-Vitalfärbungen hat BETHE ähnliche Nervenzellennetze aus den Blutgefäßen der Gaumenschleimhaut der Frösche beschrieben (10). Die Feststellungen BETHEs haben sich auf Grund meiner Untersuchungen mit Methylenblau und später mit Versilberung an

der Gaumenschleimhaut verschiedener Froscharten als unhaltbar erwiesen. Gestützt auf riesige Mengen von präparaten wies ich nach, dass Nervenetze, in denen sich die Nervenzellen *per continuitatem* einander anschliessen, in der Gaumenschleimhaut der Frösche weder in der Bindegewebsschicht, noch in der Wand der Blutgefässe vorkommen. Ferner wies ich nach, dass die von BETHE als Nervenzellen beschriebenen Zellen weder in der Bindegewebsschicht der Gefässe, noch unterhalb des Epithels existieren (2). Diese Untersuchungen sind auch seither des öfteren wiederholt worden und wir haben uns jedesmal aufs neue davon überzeugen können, dass unsere Feststellungen stichhaltig und den Tatsachen entsprechend sind, indem auch hier nur von einem Nervengeflecht die Rede war, welches sich in nichts von anderen ähnlichen Geflechten unterscheidet (5, 11).

Ein reiches Nervenzellennetz teilte vor Jahren HEIDERMANNS aus dem Magen der *Limnaea stagnalis* mit (13). Nach seinen Untersuchungen mit Methylenblaufärbung am Muskelmagen und dem darauffolgenden Magenabschnitt, im Nachmagen ist »ein eigenartiges Nervenetz ausgebildet (Tafel 14, Abb. 4.). Die einzelnen Zellen sind oft durch zahlreiche und breite Bänder miteinander verbunden, die sich auch untereinander wieder verzweigen können und häufig feinste Anastomosen bilden«. Von diesen Feststellungen habe ich auf Grund meiner seinerzeit ebenfalls an *Limnaea stagnalis* und *Helix pomatia* mit Methylenblau-Vitalfärbung und Silberimprägnationen angestellten Untersuchungen nachgewiesen, dass ihnen unrichtige Beobachtungen zugrunde liegen (4). Es konnte nämlich an beiden Materialien jeden Zweifel ausschliessend festgestellt werden, dass HEIDERMANNS anstatt Nervenzellen verzweigende Muskelzellen gezeichnet hatte, deren Seitenäste, wie bei Evertrebraten auch an anderer Stelle, in der Tat miteinander hie und da auch mit dem Protoplasma benachbarter Zellen anastomosieren. Gleichzeitig mit dieser Widerlegung der HEIDERMANNSschen Behauptung konnte ich auch beweisen, dass die im Darmkanal der Gastropoden ausgebreiteten Nervengelflechte entsprechend ihrer Lage und Struktur dem Plexus myentericus der Tiere höherer Ordnung an die Seite zu stellen sind (Abb. 6). Auf Grund neuerer Untersuchungen an *Helix pomatia* und *Limax maximus* gelang es mir festzustellen, dass sich unmittelbar in dem subepithelialen Bindegewebe noch ein anderer Geflecht findet, welches in Anbetracht seiner Lage dem Plexus submucosus gleichzusetzen ist. In diesen Geflechten, insbesondere aber in dem äusseren, welches unvergleichlich reicher als das innere ist, sah ich entlang der Nervenfaserbündel und auch noch in einiger Entfernung von diesen multi-, bi-, im grössten Teil der Fälle aber unipolare Nervenzellen, die keine Spur einer Kontinuität entdecken lassen (Abb. 7). Die gleichen Ergebnisse erhielt ich im Sommer 1938 in der Zoologischen Station zu Neapel, wo ich ausser den Gastropoden auch die Innervationsverhältnisse des gastrointestinalen Systems der Cephalopoden mit Rongalit-weiss-Methylenblau und Silberimprägnation studierte.

Die Forscher der verschiedenen Epochen haben auch aus den gastrointestinalen Geflechten der Wirbeltiere die verschiedensten Formen der Kontinuität beschrieben (12). Diesbezüglich muss ich, ohne mich auf eine besondere Widerlegung der einzelnen Angaben einzulassen, feststellen, dass sie entweder auf Versehen beruhen, oder aber Artefakte bzw. Entwicklungsanomalien darstellen. Jeder, den in den neurohistologischen Untersuchungsverfahren zuhause ist, hat

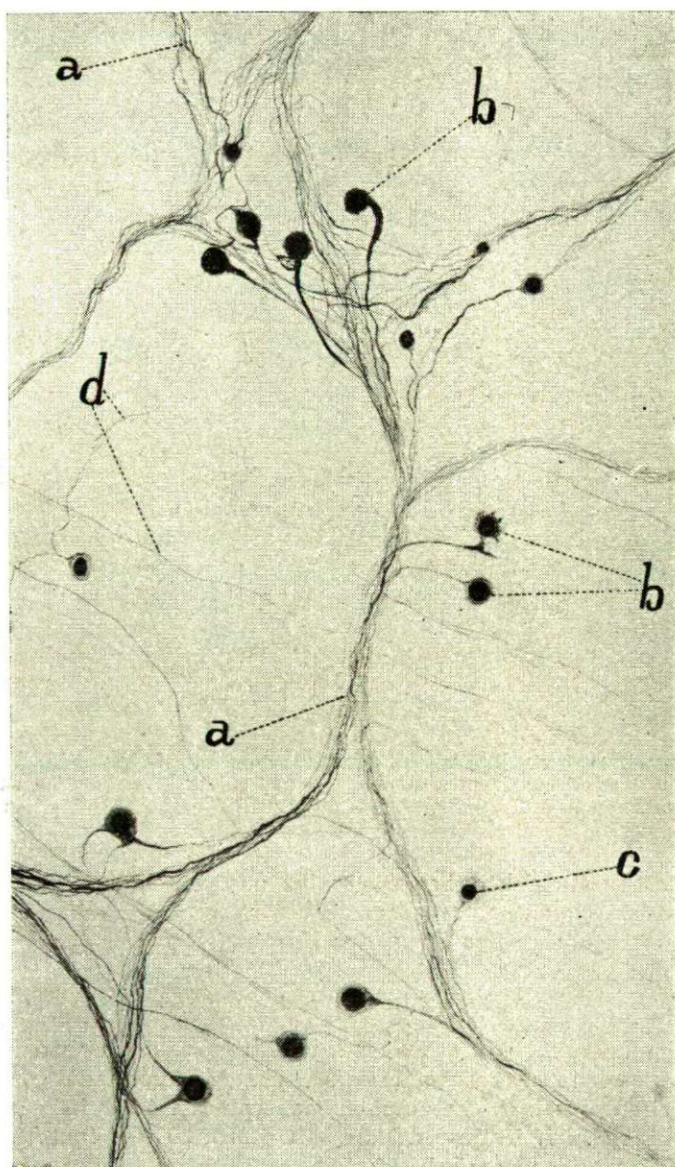


Abb. 6.: *Helix pomatia*: Innervation des Hintermagens a Nervenbündel, b Nervenzelle, c Zellkern, d Nervenfaser. BIELSCHOWSKY—GROSSsches Verfahren. Vergr. 120 x. Photographisch auf 3/4 verkleinert. (Von dem Original der fig. 1. aus A. Abrahám: Zeitschr. für Zellforschung und mikr. Anat. Bd. 30. Heft 2. p. 273. 1940.)

die Gelegenheit, die auf das Gebiet des Darmkanals entfallenden Geflechte zum Gegenstand eingehender Untersuchungen zu machen. In bin überzeugt, dass, wenn jemand dabei sorgfältig zu Werke geht und die erhaltenen Bilder ohne

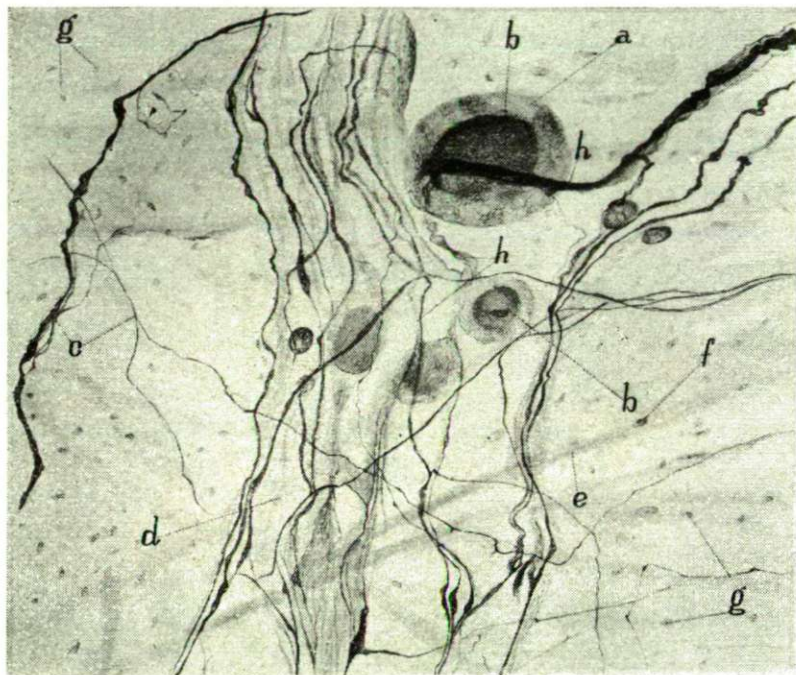


Abb. 7.: *Limax maximus*: Innervation des Magens. a Nervenzelle, b Zellkern, c Nervenfaser, d Bindegewebsfaser, e Muskelfaser, f Muskelfaserkern, g Bindegewebskern, h Fortsatz. BIELSCHOWSKY—ABRAHÁMSches Verfahren. Vergr. 200 x. Photographisch auf 1/3 verkleinert.

Voreingenommenheit objektiv bewerten wird, zu der Schlussfolgerung kommen muss, dass in der Wand des gastrointestinalen Systems die dort ausgebreiteten Nervengeflechte keine einzige Form der Kontinuität aufweisen.

Interneurale Synapsen

Diejenigen Endigungsformen, die im vegetativen Nervensystem als »interneurale Synapsen« in Frage kommen, können im grossen und ganzen in zwei Gruppen geteilt werden. In die eine Gruppe gehören diejenigen mit geringer Übertragungsfläche. Diese wurden 1954 von KIRSCHKE »Synapsen mit kleinen Transmissionsfeldern« genannt, während in die andere Gruppe diejenigen Endformationen einzureihen sind, deren Reizübertragungsfläche eine ausgedehntere ist. Letztere nennt DE CASTRO diffuse Synapsen und KIRSCHKE Synapsen mit grossem Transmissionsfeld (14). Betrachten wir nun diese Gruppen näher und versuchen wir zu ermitteln, ob solche in Wirklichkeit bestehen und wenn ja, ob sie — nach ihrer Form, Struktur und Lage zu urteilen — die

morphologische Grundlage für physiologische Synapsen sein können. Nehmen wir zunächst Synapsen mit kleinem und dann solche mit grossem Transmissionsfelde in Augenschein.

Als Synapsen mit kleinem Transmissionsfeld können die verschiedenen Sohlenplatten, Kugeln, Endknöpfe, neurofilbrillären Endlamellen und Ringe angesprochen werden, welche die verschiedenen Autoren im Laufe der Zeit

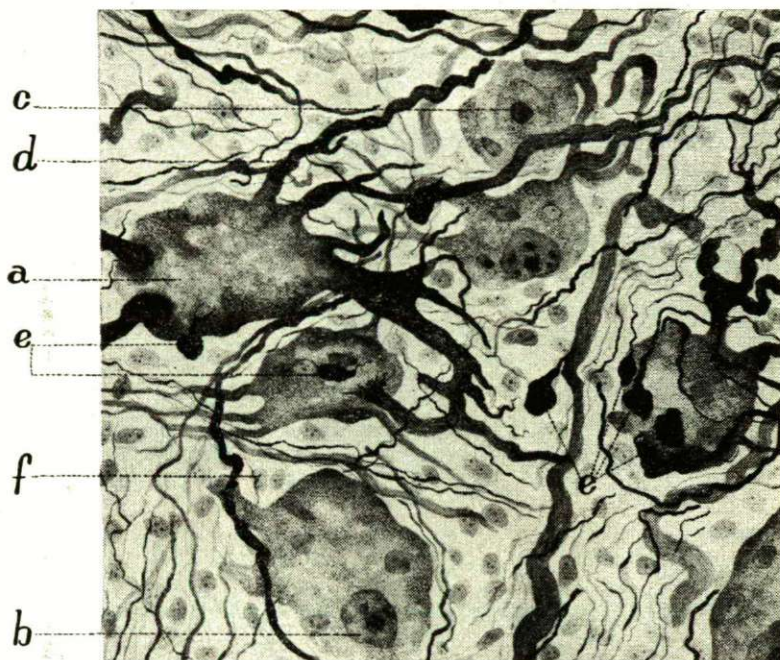


Abb. 8.: *Homo. Ggl. lumbale*. a Nervenzelle, b Zellkern, c Nukleolus, d Fortsatz, e Endkolben, f Satellitenzellkerne. BIELSCHOWSKY—ABRAHAMsches Verfahren. Vergr. 600 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

aus den vegetativen Ganglien beschrieben haben. In Verbindung hiermit sei betont, dass die einzelnen Forscher diese Gebilde im wesentlichen ganz abweichend beurteilt haben; während die einen ihnen keinerlei Bedeutung zumassen, wurden sie von anderen als pathologische Elemente betrachtet. Besonders aber, seit LANGLEY die Existenz der physiologischen Synapsen experimentell nachgewiesen hat, wollen viele Autoren in diesen seltsamen Gebilden die morphologische Grundlage für die tatsächlich physiologischen Synapsen erblicken. Den letzteren schliesse auch ich mich an, nachdem ich 1952. in Lumbalganglien, die wegen Gangrän infolge *Arteriosklerosis obliterans* operativ entfernt worden waren, sich scharf imprägnierende Endkolben nachweisen konnte (Abb. 8). Letztere liegen entweder interzellulär oder epizellulär und stehen in jedem einzelnen Falle mit einer feinen Nervenfasern in Verbindung, die aber nicht auf längerer Strecke zu imprägnieren war. Dieser

Umstand, sowie die Tatsache, dass ich in intakten und in Verbindung mit anderen Krankheiten exstirpierten Ganglien diese Gebilde nicht aufzufinden vermochte, war die Ursache dafür, dass ich mich diesbezüglich zu einer endgültigen Stellungnahme damals nicht entschliessen konnte, d. h. ob die fraglichen Endigungen als Synapsen gewertet werden können oder nicht (8). Heute aber, und hauptsächlich auf Grund der überzeugenden Angaben von KIRSCHKE (1954), wage ich entschieden zu behaupten, dass es sich bei den fraglichen Gebilden um Endigungen handelt und diese als solche Synapsen sind. Im Laufe weiterer Untersuchungen habe ich übrigens ähnliche Gebilde, wenn auch nicht massenhaft, auch in den Herzganglien verschiedener Wirbeltiere angetroffen (Abb. 9).

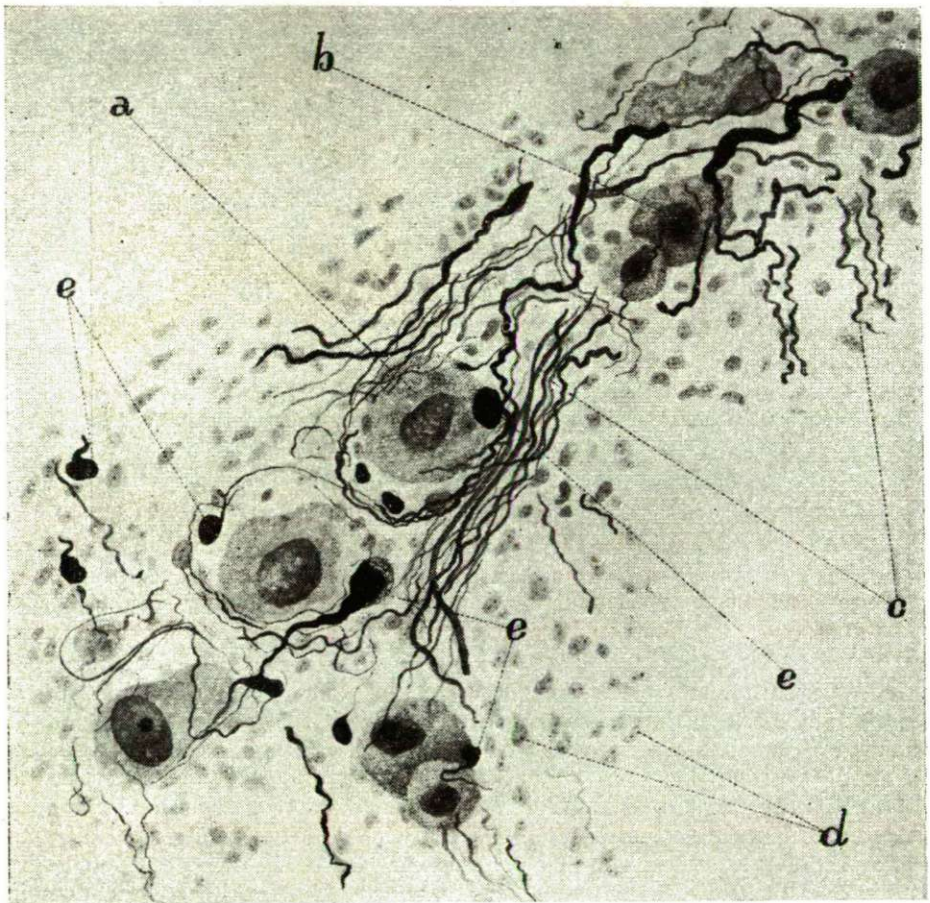


Abb. 9.: *Cyprinus carpio*: Herz, Sinus venosus, Ganglion a Nervenzelle, b Nervenzellkern, c Nervenfasern, d Bindegewebskerne, e Endkolben. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 400 x Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Diese nehmen entweder auf den Zellen Platz, wie z. B. im Herzen der Schildkröte, oder aber neben den Zellen, wie im Herzen des Karpfens (Abb. 10).

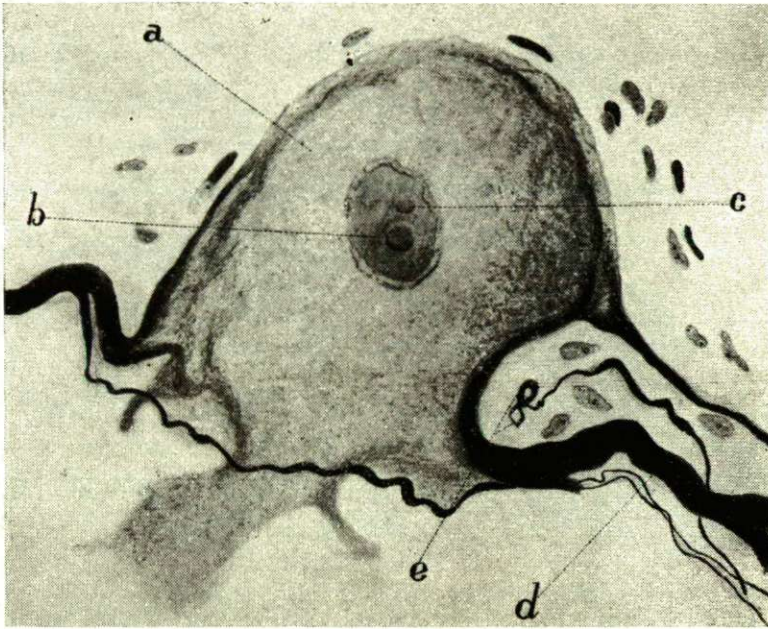


Abb. 10.: *Sus scrofa domestica*: Herz, Epicardium. a Nervenzelle, b Nervenzellkern, c Nukleolus, d Fortsatz, e Endringe. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 900 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Ausser den Synapsen mit kleinem Transmissionsfelde sind diffuse Synapsen oder solche mit grossem Transmissionsfeld ziemlich häufig. Als solche erachte ich — im Einverständnis mit KIRSCHKE — 1. das perizelluläre Geflecht, 2. die Spiralapparate und 3. die varikösen Kettensynapsen.

1. Der Körper der Nervenzellen ist von ausserordentlich feinen Endfasern umspinnen, die gelegentlich in kleinen Endknötchen endigen. Ähnliches sah ich seinerzeit (1940) im menschlichen *Ggl. coeliacum*, wo nicht selten ganz klar festzustellen war, dass die Nervenzellen tatsächlich und ganz dicht von glattrandigen Nervenfasern umspinnen sind (3). An dem gleichen Material machte ich ferner die Beobachtung, dass, wenn das Messer die Zelle tangential und ganz oberflächlich getroffen hatte, das mikroskopische Bild ganz dichtgewebte Körbchen zeigte. Ähnliche Gebilde fand ich — natürlich ebenfalls in grosser Zahl — im *Ggl. stellatum* des Menschen (1951) und zwar in einer so feinen und ausgeprägten Form, die an eine akzidentelle Rolle nicht recht denken lässt (7). Nirgends aber sind diese Synapsen so gut wahrnehmbar wie im *Ggl. ciliare* (9). Besonders interessant und überzeugend sind die For-

men, die aus dem *Ggl. ciliare* der Vögel mit Leichtigkeit imprägniert werden können (9) (Abb. 11). Natürlich finden sich auch im *Ggl. ciliare* der Säugetiere sehr verschieden geformte perizelluläre Geflechte, wo die verschiedensten, aber stets entschieden Endcharakter zeigenden Formationen sichtbar werden (Abb. 12).

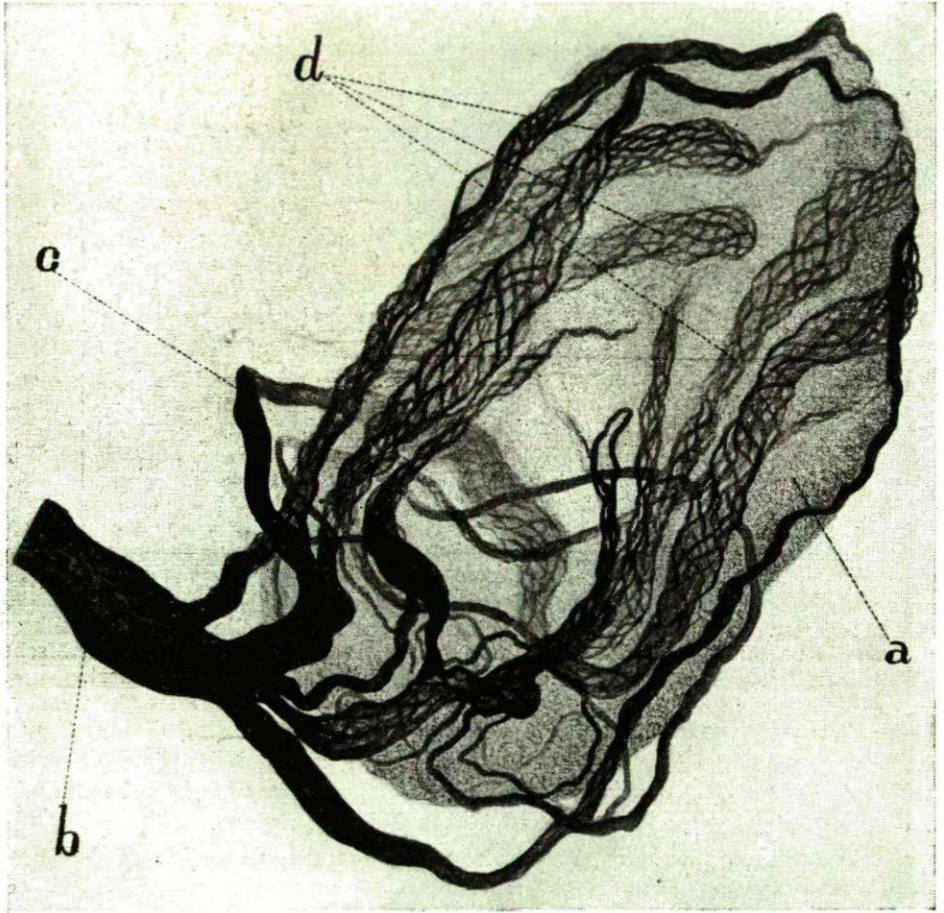


Abb. 11.: *Buteo buteo*: *Ggl. ciliare*, perizelluläres Geflecht, a Nervenzelle, b eine Endfaser des Vervus oculomotorius, c Endast, d neurofibrilläre Endlamellen. BIELSCHOWSKY—ABRAHAMsches Verfahren. Vergr. 1800 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

2. Die präganglionäre Faser umgibt den Zellkörper oder einen dickeren Dendriten der Zelle, in dessen ganzer Länge eine lockere oder dichtere Spirale bildend. KIRSCHKE hat derartige Gebilde ziemlich häufig angetroffen. In Schnitten aus dem menschlichen *Ggl. stellatum* (1951) bin auch ich ihnen

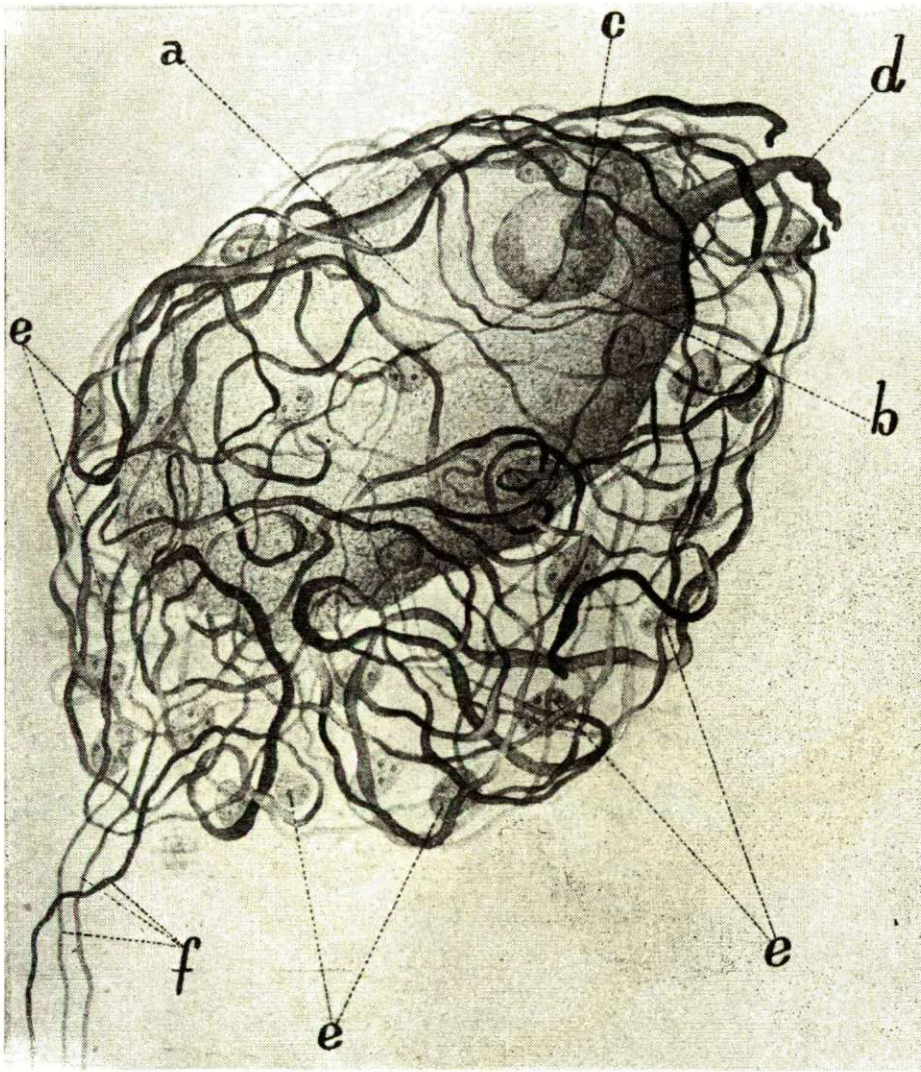


Abb. 12.: *Canis familiaris*: Ggl. ciliare, perizelluläres Körbchen. a Nervenzelle, b Zellkern, c Nukleolus, d Fortsatz, e Satellitenzellkerne, f Endfasern des Nervus oculomotorius. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 900 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

häufig begegnet. Sie müssen meines Erachtens als synaptische Schaltorgane betrachtet werden (7). Aber auch im Herzganglion sind ähnliche Spiralgebilde enthalten (Abb. 13).

3. Bei den Kettensynapsen handelt es sich letzten Endes um feine variköse Faserbündel bzw. lockere Geflechte, die auf längerer Strecke mit dem Protop-

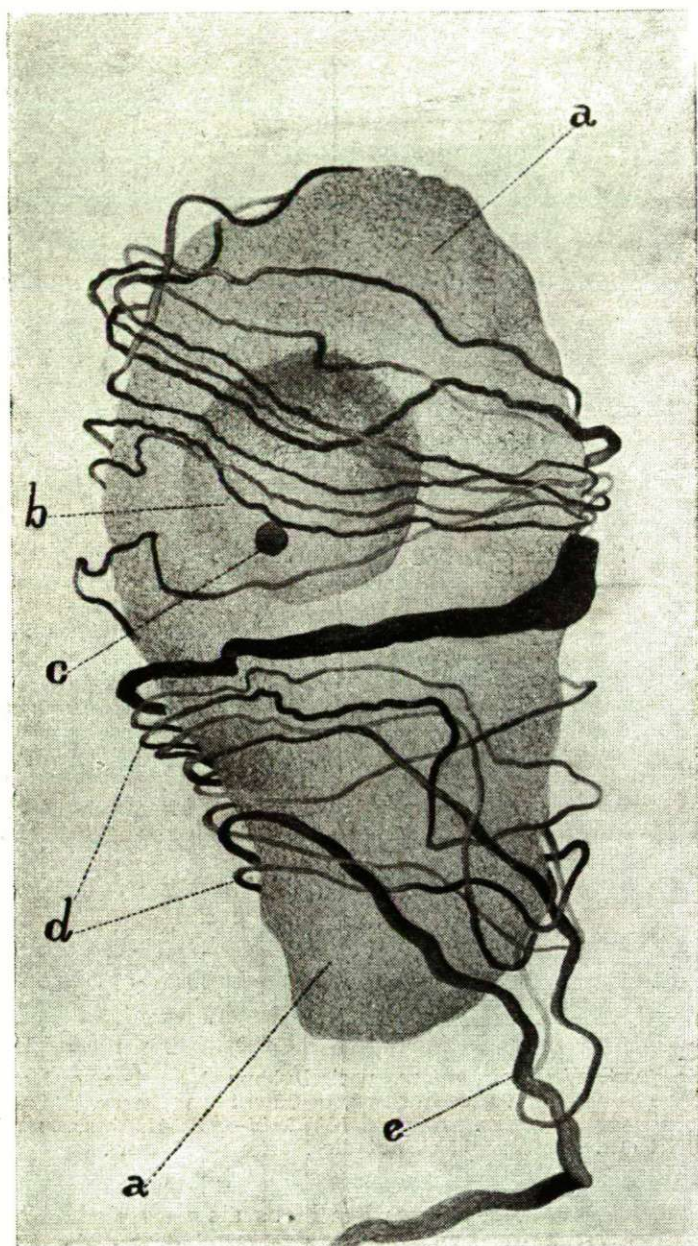


Abb. 13.: *Cyprinus carpio*: Herz, spirale Endigung aus dem Epikardium des Sinus venosus *a* Nervenzelle, *b* Zellkern; *c* Nukleolus, *d* perizelluläre Spirale, *e* präganglionäre Faser. BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁMSches Verfahren. Vergr. 1800 x. Photographisch auf 3/4 verkleinert.

lasma oder irgendeinem Fortsatz ein und derselben Zelle in Berührung stehen. Derartige Gebilde sind in sämtlichen vegetativen Ganglien als ziemlich häufig anzusprechen (Abb. 14).

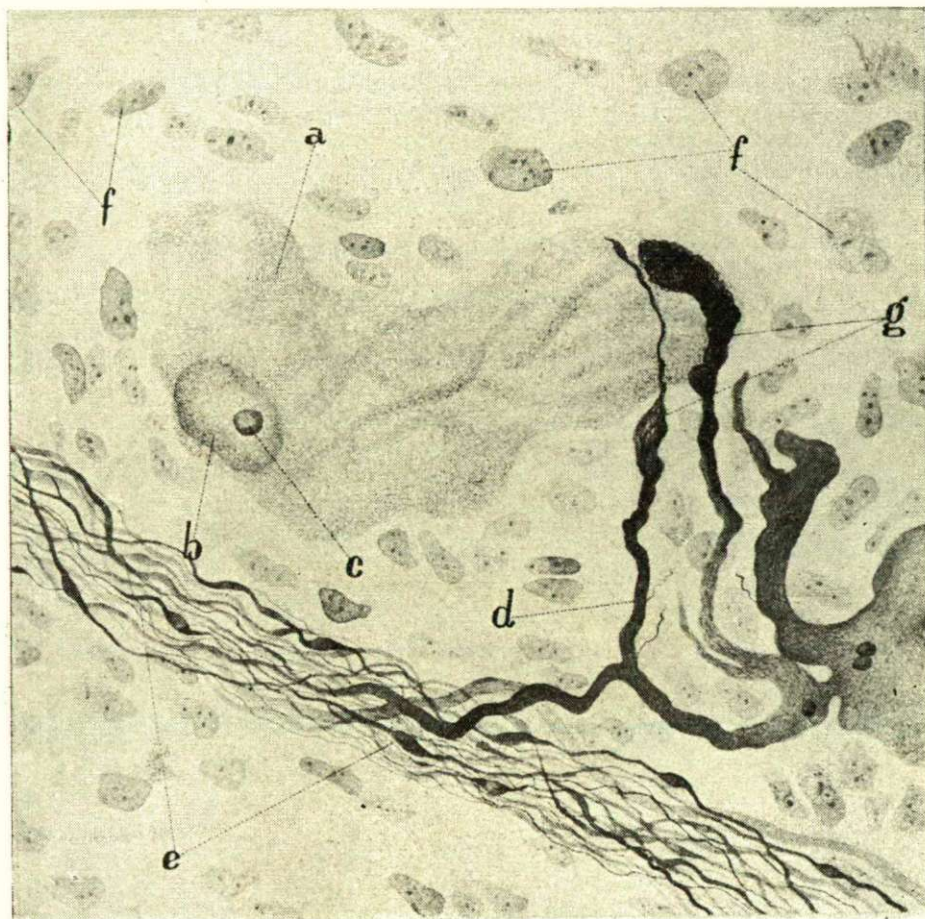


Abb. 14.: *Sus scrofa domestica*: Herz, Parallelkontakt aus dem Epikardium des rechten Vorhofs. a Nervenzelle, b Zellkern, c Nukleolus, d Fortsatz, e Nervenbündel, f Bindegewebskerne, g Parallelkontakt. BIELSCHOWSKY-ÄBRAHAMsches Verfahren. Vergr. 800 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Nervenfasern

Die Nervenfasern sind Fortsätze der Ganglienzellen: Neurite und Dendriten, die zuweilen auch graue Fasern genannt werden, weil sie eine Markscheide nicht besitzen und abgesehen von der kurzen Anfangs- und Endstrecke von Neurilemm umgeben sind. Da das Axoplasma mit seinen Neurofibrillen, seinem Protoplasma und den Kernen, sowie die Neurilemmzellen grau sind,

zeigen sich auch die Fasern in ihrer ganzen Ausdehnung als grau getönt. Neben den grauen Fasern befinden sich in den Ganglien auch mehr oder weniger präganglionäre Markfasern, die entweder durch das Ganglion hindurchziehen, oder um die Ganglien die weiter oben beschriebenen Synapsen bilden. — Daneben treten in den oberen Halsganglien manchmal auch dickere, dem *Vagus* entstammende sensible Fasern in Erscheinung, von deren sensibler Rolle in Bezug auf die Kapsel schon die Rede war. Derartige Verbindungen sind nicht häufig, ich habe sie bisher nur bei der Katze und beim Dachs beobachtet.

Die vegetativen Fasern sind teils dünner, teils dicker und die Dickenunterschiede manchmal so augenfällig, dass sich der Gedanke aufdrängt, es könnte sich hier um zwei physiologisch abweichende Fasern handeln, von

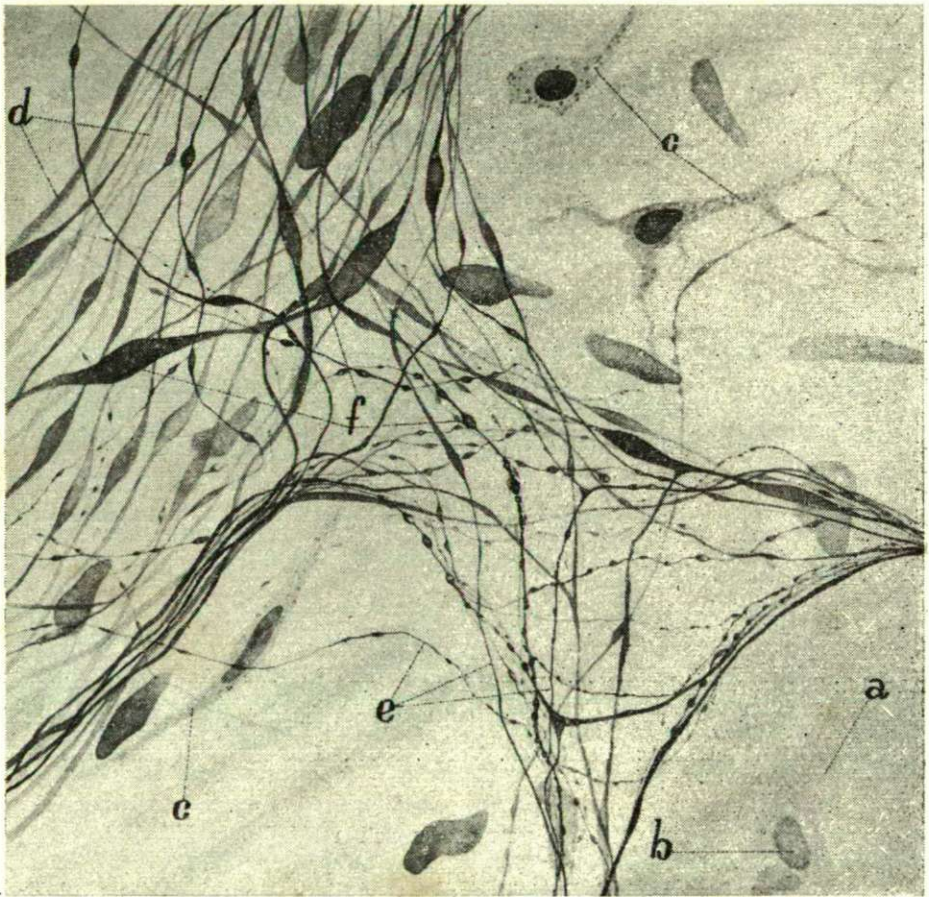


Abb. 15.: *Ovis aries*: Iris. Nervengeflecht. a glatter Muskelgewebe, b glatter Muskelzellkern, c Bindegewebszelle, d dicke Fasern, e dünne Fasern, f Varix. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'sches Verfahren. Vergr. 1350 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

denen die dicken sensible und die dünnen motorische oder sekretorische Aufgaben erfüllen. Diese Dickenunterschiede zeigen sich auch in den Ganglien, noch mehr aber in den peripherischen Aesten und Geflechten. Sehr auffallend ist der Unterschied in den parietalen Ganglien des Darmkanals, sowie in der Wand der Arterien und in den inneren Augenmuskeln (Abb. 15).

Die Nervenfasern ordnen sich in den Ganglien zu Bündeln und ziehen, nachdem sie diese verlassen haben, zu den Erfolgsorganen. In den Bündeln

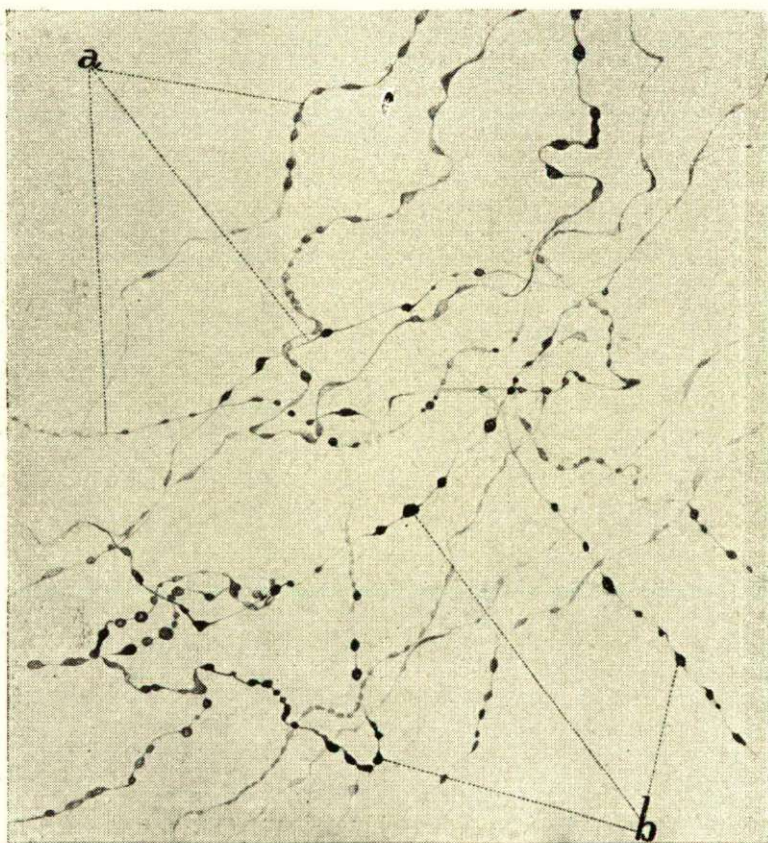


Abb. 16.: *Hirudo medicinalis*: Blinddarm Nervenplexus a Nervenfasern, b Varix: BIELSCHOWSKY—GROSSsches Verfahren. Vergr. 900 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

entstehen infolge der gesteigerten Teilung dünnere Zweige, die sich ebenfalls teilen und dann feine Aestchen bilden. In den letzteren entfernen sich die Fasern voneinander, um dann wieder näher aneinanderzurücken, wodurch dichtere oder lockere Geflechte entstehen, die alle Partien des Wirtsgewebes durchschreiten (Abb. 16). Die aus den Geflechten heraustretenden Fasern bzw.

Faserbündel formen feine Endgeflechte, präterminale Geflechte genannt, die im glatten Muskelgewebe meistens ausgezeichnet sichtbar werden. Die präterminalen Geflechte gehen in feinste Geflechte, in die Endgeflechte über, die nur in ausgezeichnet gelungenen Präparaten und bei stärkster Vergrößerung sichtbar werden und das Wirtsgewebe mit dem Nervensystem verbinden (Abb. 17). Die gröbere Form dieser Verbindungen ist seit langem bekannt. In dieser



Abb. 17.: *Ovis aries*: Iris, Nervenendgeflecht im glatten Muskelgewebe. a Nervenfasern, b Varix, c glatte Muskelzellkerne. BIELSCHOSWSKY—ABRAHÄM-sches Verfahren. Vergr. 1800 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Hinsicht ist Neues nicht zu erwarten und muss meiner Meinung nach auch nicht erwartet werden. Eine total unentschiedene Frage ist dagegen, welcher Art die Verbindungen sind, die zwischen den das Endgeflecht bildenden feinen vegetativen Fasern und den Zellen des Erfolgsgebietes bestehen. Dies ist heute die heisse umstrittene und mit den heutigen Untersuchungsmethoden schwer-

lich zur allgemeinen Befriedigung zu lösende Frage der Neurohistologie. Dies geht schon allein daraus hervor, dass die Neurohistologen von heute in dieser Hinsicht zwei völlig entgegengesetzte und einander widersprechende Standpunkte vertreten. Die einen sehen das reizübertragende Nervenendorgan in dem Endgeflecht (*plexus*), während andere als solches das Terminalretikulum betrachten. Ich selbst habe bisher stets nur Endgeflechte zu sehen bekommen und vertrete so natürlich die erstere Auffassung. Im Sinne meiner Untersuchungen, die sich — mit Ausnahme der Tunikaten — auf alle Stämme des Tierreiches erstrecken, bilden die Endfasern des vegetativen Nervensystems überall Endgeflechte, in denen die Selbständigkeit der einzelnen Fasern erhalten bleibt und diese oft auch nachweisbar frei endigen (Abb. 18). Am Ende

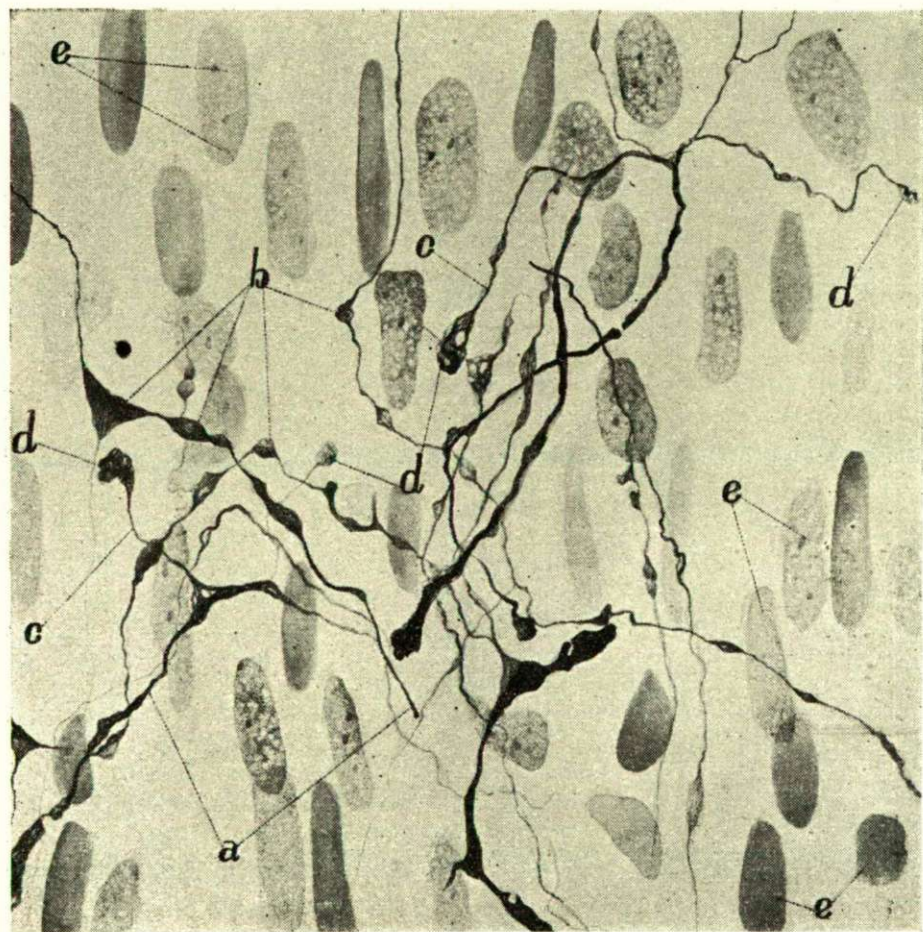


Abb. 18.: *Bos taurus*: Nervenendigungen des *Musculus ciliaris*. a Nervenfaser, b Varix, c Nervenendfaser, d Nervenendigung, e glatte Muskelzellkerne. BIELSCHOWSKY—ABRAHAM'Sches Verfahren. Vergr. 1800 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

der Nervenfasersysteme gibt es kein Retikulum. Das reizübertragende System ist in jedem Falle ein Geflecht (plexus) und nicht ein Netz (reticulum) bzw. Terminalretikulum.

Da alles, was ich oben erörtert habe, auf Grund eines sorgfältigen Studiums gut imprägnierter mikroskopischer Präparate als Tatsache gebucht werden kann und muss, haben wir unter *kritischer Benutzung der heutigen Untersuchungsverfahren keinerlei objektiven Grund, an der Gültigkeit der Neuro-
nenlehre auch auf dem Gebiete des vegetativen Nervensystems zu zweifeln.*

Zusammenfassung

Die sich in der Histologie des vegetativen Nervensystems ergebenden Probleme lassen sich in drei Gruppen ordnen: 1. die Frage nach der Verbindung der Nervenzellen miteinander und dem Anschluss der präganglionären Fasern an die Nervenzellen, 2. die Frage nach den Nervenfasereindformationen, welche einerseits die Zellen miteinander und andererseits die präganglionären Fasern mit den Zellen verknüpfen, 3. die Frage nach den Verbindungen, welche die Endfasern des vegetativen Nervensystems zu den Erfolgsorganen unterhalten.

Auf diesen Gebieten herrschen heute unter den Neurohistologen die grössten Gegensätze. Mein Standpunkt in diesen Fragen ist, wie ich schon weiter oben dartat, auf Grund meiner jahrzehntelangen Forschungsarbeit auf diesem Gebiete folgender:

1. *Zwischen den vegetativen Nervenzellen sowohl der Wirbellosen als auch der Wirbeltiere gibt es keinerlei Kontinuität.* Alles was in der Literatur unter der Benennung plasmatische, dendritische und fibrilläre Kontinuität ans Licht kam, sind entweder Entwicklungsanomalien oder aber auf Versehen beruhende Trugschlüsse bzw. infolge ungenügender Technik erhaltene Artefakte.

2. *Die Fortsätze der die vegetativen Ganglien aufbauenden Nervenzellen sind miteinander synaptisch verbunden.* Ebenfalls synaptische Verbindung besteht zwischen den Körpern der Nervenzellen bzw. ihren Ausläufern und den präganglionären Fasern.

3. *Die interneuronale Synapsen bildenden Fasern endigen in Endknöpfchen, Endringen oder ähnlichen Gebilden oder formen perizelluläre Geflechte bzw. perizelluläre Nervenfaserkörbchen oder Spiralen um die Zellen bzw. Dendriten.* Nicht selten sind aber auch Synapsenformen, in denen die reizleitende Faser auf längerer Strecke mit dem Zellkörper oder irgendeinem Dendriten des Empfangsneurons in Berührung steht.

4. *Die Fasern des vegetativen Nervensystems bilden auf dem Gebiete der Erfolgsorgane äusserst feine Endgeflechte, in denen sie ihre Selbständigkeit beibehalten und in einem Teil der Fälle in auch mikrotechnisch nachweisbaren Endknöpfchen endigen. Ein Retikulum am Ende der Fasersysteme wird vermisst. Das reizübertragende Nervensystem ist stets ein Geflecht (plexus) und nicht ein Netz (reticulum) bzw. Terminalretikulum.*

5. *Da eine Kontinuität zwischen den Zellen nicht besteht, sind die Synapsen morphologisch nachweisbar und die Nervenfasern schliessen sich den Erfolgsorganen in Gestalt von Endgeflechten (plexus) an, in denen die einzelnen*

Fasern ihre Selbständigkeit beibehalten, es besteht kein objektiver Grund, die Neuronenlehre auf dem Gebiete des vegetativen Nervensystems als ungültig abzulehnen.

Schrifttum

- [1] *Abrahám, A.*: Állattani Közlemények **30**, 64—79 (1933).
- [2] " Zeitschr. für Zellforsch. und mikr. Anat. **27**, 746—753 (1938)
- [3] " Állattani Közlemények **37**, 154—163 (1940).
- [4] " Zellforsch. und mikr. Anat. **30**, 273—296 (1940).
- [5] " Zeitschr. für Zellforsch. **30**, 321—322 (1940).
- [6] " Acta Zool. **3**, 13—29 (1951).
- [7] " Acta Biol. **2**, 311—354 (1951).
- [8] " Acta Biol. **4**, 307—365 (1953).
- [9] " *Stammer, A.*: Állattani Közlemények **44**, 115—134 (1954).
- [10] *Bethe, A.*: Arch. mikr. Anat. **44**, (1895).
- [11] " Zeitschr. für Zellforsch. und mikr. Anat. **28**, (1938).
- [12] *Greving, R., Berg, G.*: Acta Neurovegetativa **8**, 325—339 (1954).
- [13] *Heidermans, C.*: Zool. Jb. **41**, (1924).
- [14] *Kirsche, W.*: Zeitschr. für mikr. anat. Forsch. **69**, 399—466 (1954).